

CHAPITRE III: CATABOLISME DES GLUCIDES

2.3. Métabolisme anaérobie du pyruvate

Différents microorganismes, en particulier des **bactéries anaérobies strictes** ou facultatives, sont capable de métaboliser le pyruvate en anaérobiose, ce métabolisme se fait par différentes voies qui constituent le métabolisme **fermentaire** qui est spécifique de l'espèce et se caractérise par la nature des produits terminaux de chaque voie de fermentation. Dans la **fermentation**, l'énergie est produite par la phosphorylation au niveau du substrat.

2.3.1. Fermentation alcoolique

Il s'agit d'une fermentation très répandue chez les levures (*Saccharomyces*, *Kluyveromyces*, *Brettanomyces*, ...). Les bactéries capables de réaliser la fermentation alcoolique sont peu nombreuses (ex. *Zymomonas mobilis*).

La glycolyse constitue la première grande étape de la fermentation alcoolique des levures. Dans le cas de *Zymomonas mobilis*, le glucose est dégradé par la voie **d'Entner-Doudoroff**. Les deux voies aboutissent au pyruvate, celui-ci est décarboxylé en **acétaldéhyde** et **CO₂**. La réduction de l'acétaldéhyde engendre la formation d'**éthanol**. D'autres substances peuvent être produites en faibles quantités (**glycérol** et **acide acétique** en particulier). La conversion d'une molécule de glucose en éthanol, par les levures se traduit par la synthèse de 2 molécules d'ATP.



En anaérobiose, les levures ne transforment pas tout le glucose en éthanol et en Gaz carbonique; de **petites quantités** de pyruvate et de **NADH₂** sont utilisées pour assurer la maintenance cellulaire. La réoxydation du **NADH₂** est indispensable pour que la fermentation alcoolique s'accomplisse. Ceci s'effectue par l'intermédiaire de la réduction d'acétaldéhyde; or celui-ci est initialement absent. Dans ce cas, la dihydroxyacétonephosphate (PDHA) joue le rôle d'accepteur d'hydrogène en se convertissant en L- α - glycérol-phosphate qui se transforme en **glycérol**. Ces réactions constituent la fermentation **glycéropyruvique** qui prend toujours place au début de la fermentation alcoolique. Cette fermentation représente à peine 10% des sucres fermentés.

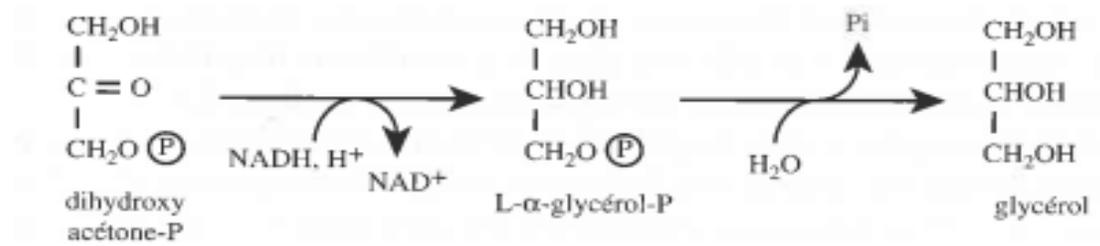


Figure 14: Formation du glycérol au cours de la fermentation alcoolique

Il faut noter que de nombreux sucres sont fermentescibles en éthanol par la levure: les souches de brasserie et de distillerie (*Saccharomyces cerevisiae*,...).

- *S. carlsbergensis* fermente le saccharose, le fructose, le glucose, le maltose et le maltotriose ;
- *Saccharomyces diastaticas* fermente les dextrines ;
- *Saccharomyces luarum* fermente le mélibiose;
- *Kluyveromyces* fermente le lactose et l'inuline ;
- *Schwanniomyces* fermente l'amidon ;
- *Candida wickerhamii* et *C. molischiana* fermentent la cellobiose et les cellodextrines. Par ailleurs, certaines espèces de *Pachysolen*, *Pichia*, *Candida* fermentent la xylose.

2.3.2. Fermentation lactique

Le pyruvate issu de la glycolyse est réduit en acétate par un lactate déshydrogénase à NAD. L'accepteur d'électrons est ici le pyruvate et il n'y a pas de dégagement de CO₂. On distingue deux types de fermentation lactique :

a. Fermentation homolactique

L'acide lactique est le produit essentiel de ce type de fermentation (>90% des produits formés), contrairement à la fermentation hétérolactique (entre 25 et 90% d'acide lactique). Cependant, il y a parfois formation d'une petite quantité de **glycérol** et plus souvent d'**acétoïne** et de **diacétyle** (par exemple par l'intermédiaire de l'acétolactate). Par ailleurs, dans des conditions de pH **basique**, il y a formation de quantités croissantes de **formate**, **acétate** et **éthanol** (Fig. 16).

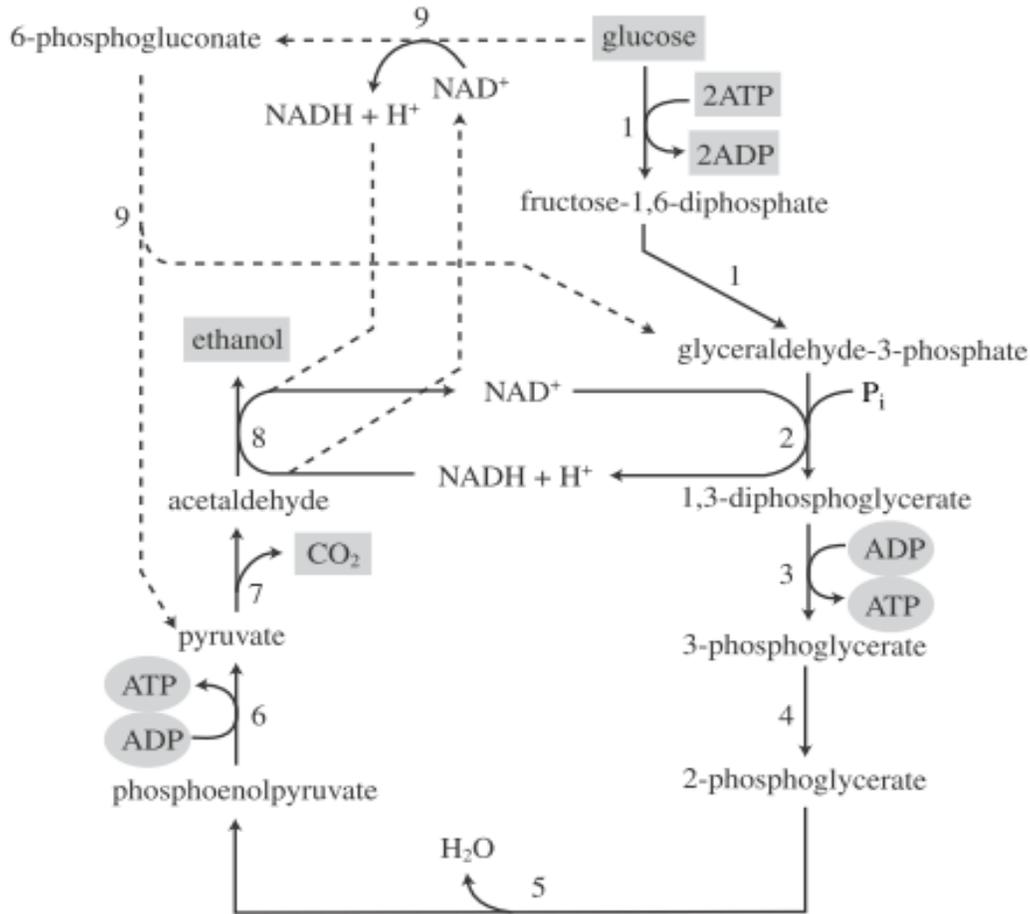


Figure 15: Fermentation alcoolique chez *Saccharomyces cerevisiae* et *Zymomonas mobilis*.

De 1-6 la voie EMP (en traits pleins) ; (7) pyruvate décarboxylase; (8) alcool déshydrogénase; (9) la voie d Entner-Doudoroff (ED) (en traits découpés).

L'acide lactique provient de la réduction de l'acide pyruvique catalysée par la **lactico-déshydrogénase**. Il peut être de forme D, L, ou DL, ceci dépend de la stéréospécificité de la lactico-déshydrogénase et de la présence ou l'absence de racémase (le microorganisme peut posséder une L-lactico-déshydrogénase, une D-lactico-déshydrogénase ou les deux).

La fermentation homolactique est effectuée par tous les membres des genres bactériens *Streptococcus*, *Pediococcus* et *Microbacterium*, par beaucoup de *Lactobacillus*, par certains *Bacillus* et certaines **moisissures** (Phycomycètes : Oomycètes).

Bilan chimique :



b. Fermentation hétérolactique (phosphoketolase)

Qui donne de l'éthanol, de l'acétate et de CO₂ en plus de lactate. Cette voie utilise la voie des pentoses phosphate pour produire de xylose-5-phosphate, qui sera scindé en glycéraldéhyde-3-phosphate(G3P) et en acétyl phosphate. Le G3P est convertit en lactate et l'acétylphosphate en acétate ou éthanol. Cette fermentation est moins avantageuse que les autres en ne formant qu'un seul ATP au lieu de 2 ou 3 (Fig. 17).

Bilan de la réaction:

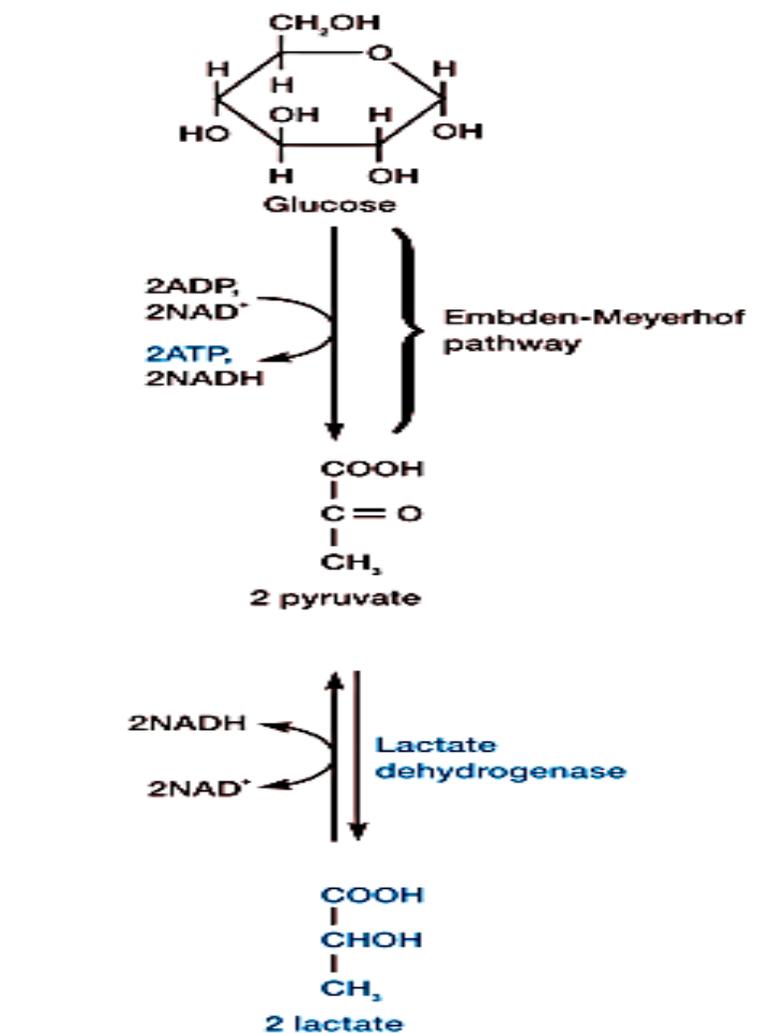


Figure 16: Fermentation homolactique

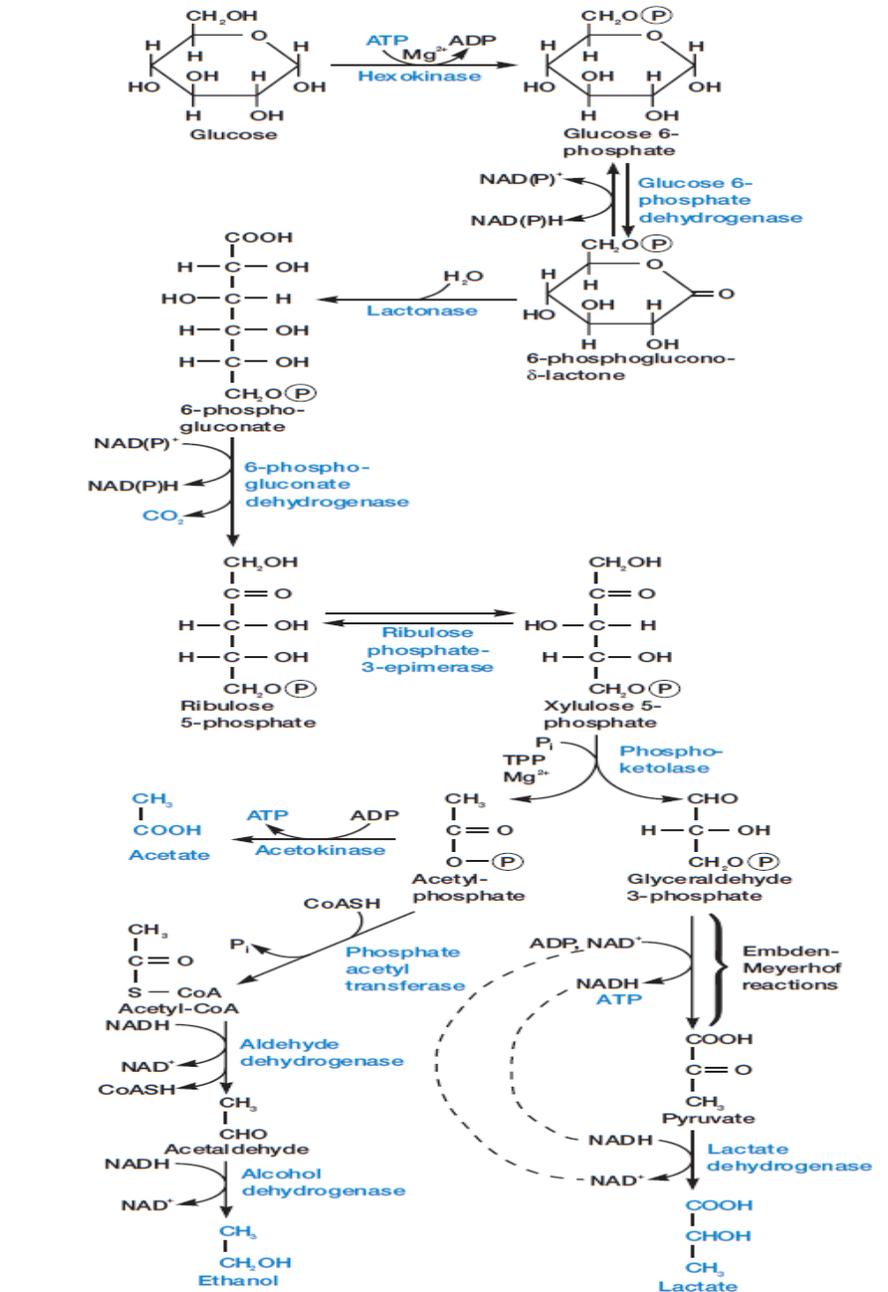
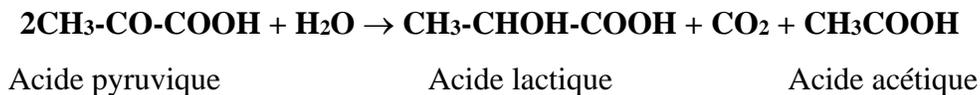


Figure 17: Fermentation hétérolactique

3.1.3 Fermentation hétérolactique fongique

Parmi les moisissures, *Rhizopus oryzae* constitue un cas particulier. Cultivé en *aérobiose*, il produit un mélange d'acide lactique, de l'acide acétique et du CO₂, alors que dans des conditions *anaérobies*, il produit un mélange d'acide lactique, d'éthanol, et de CO₂. Ces produits sont identiques à ceux obtenus au cours de la fermentation hétérolactique des *Leuconostoc*

mais le mécanisme de formation est différent : la dégradation du glucose s'effectue par la voie de la glycolyse. **En aérobiose, une partie du pyruvate est transformée en acide lactique, l'autre est oxydée** (Fig. 18).



En anaérobiose, une partie du pyruvate est transformée en éthanol et CO₂, l'autre en acide lactique. L'acide lactique formé dans les deux cas est de forme D.

Tableau 01: Bactéries lactiques représentatives et leur mode de fermentation

Souche bactérienne	Mode de fermentation	
	Homofermentation	Hétérofermentation
<i>Lactobacillus</i>		
<i>L. delbrueckii</i>	+	-
<i>L. lactis</i>	+	-
<i>L. bulgaricus</i>	+	-
<i>L. casei</i>	+	-
<i>L. curvatus</i>	+	-
<i>L. plantarum</i>	+	-
<i>L. brevis</i>	-	+
<i>L. fermentum</i>	-	+
<i>Sporolactobacillus</i>		
<i>S. inulinus</i>	+	-
<i>Enterococcus</i>		
<i>E. faecalis</i>	+	-
<i>Lactococcus</i>		
<i>L. cremoris</i>	-	+
<i>L. lactis</i>	+	-
<i>Leuconostoc</i>		
<i>L. mesenteroides</i>	-	+
<i>L. dextranicum</i>	-	+
<i>Pediococcus</i>		
<i>P. damnosus</i>	+	-
<i>Bifidobacterium</i>		
<i>B. bifidum</i>	-	+

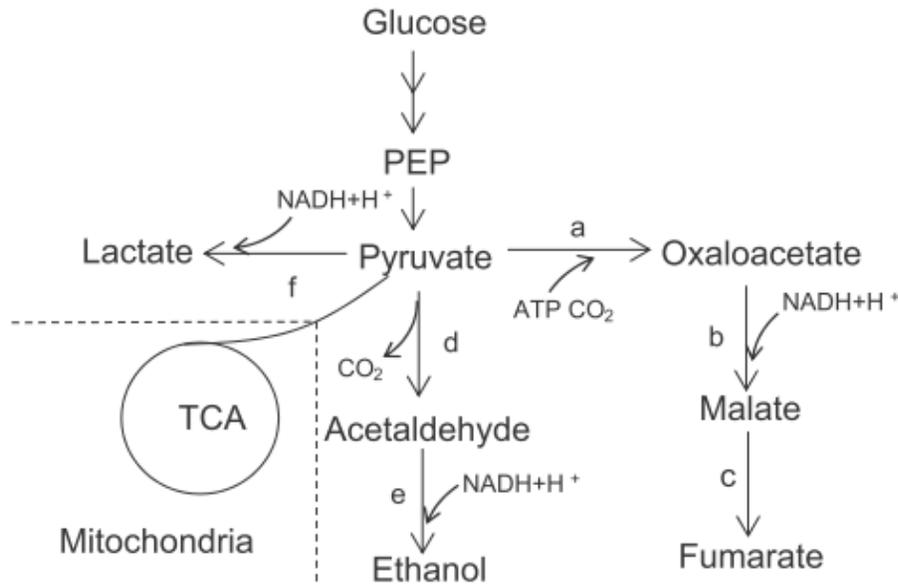


Fig. 1. Metabolic pathways for fumaric acid, lactic acid, and ethanol biosynthesis from glucose in *R. oryzae*. (a) Pyruvate carboxylase; (b) malate dehydrogenase; (c) fumarase; (d) pyruvate decarboxylase; (e) alcohol dehydrogenase; (f) lactate dehydrogenase and (g) phosphoenolpyruvate carboxylase.

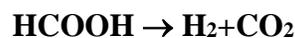
Figure 18: Voies métaboliques de biosynthèses de l'acide formique, acide lactique et de l'éthanol à partir du glucose chez *R. oryzae*

3.1.4 Fermentation acides mixtes et butylène-glycolique

La **fermentation acide mixte** est réalisée par des Entérobactéries appartenant aux genres *Escherichia*, *Salmonella*, *Proteus*, *Shigella* et *Yersinia*. Elle est aussi rencontrée chez les *Vibrio* et certains *Aeromonas*. Elle est caractérisée par la production d'éthanol et de plusieurs acides organiques : acides lactique, acétique, succinique et formique (Fig. 19).



Certaines espèces (*Escherichia coli*, *Proteus* et certaines *Salmonella*) possèdent l'**hydrogène lyase** formique et décomposent immédiatement l'acide formique en H_2 et CO_2 à pH neutre ou acide :



La fermentation **butylène glycolique** est réalisée par les membres des genres *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Serratia* (entérobactéries), mais aussi par certains *Aeromonas* et *Bacillus*. On retrouve

la production des produits **précédemment cités** pour la fermentation acide mixte. Il y a, en outre, formation de **2,3-butanediol** (ou 2,3-butylène glycol) qui est avec l'éthanol la substance la plus abondante (Fig. 20).

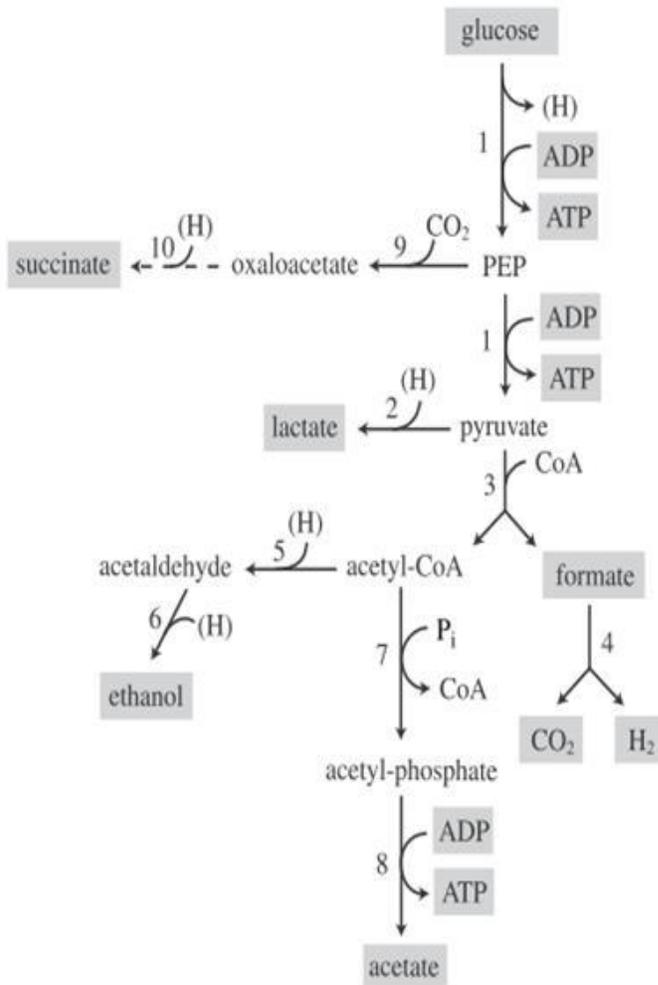
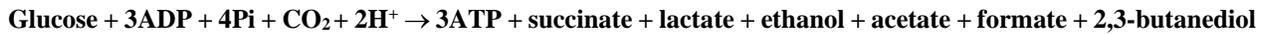


Figure 8.11 Mixed acid fermentation by some Gram-negative facultative anaerobic bacteria.

(Gottschalk, G. 1986, *Bacterial Metabolism*, 2nd edn., Figure 8.15. Springer, New York)

Facultative anaerobes belonging to the genera *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Enterobacter* and others ferment sugars to lactate, acetate, formate, succinate and ethanol in the absence of electron acceptors.

1, EMP pathway; 2, lactate dehydrogenase; 3, pyruvate:formate lyase; 4, formate:hydrogen lyase; 5, acetaldehyde dehydrogenase; 6, alcohol dehydrogenase; 7, phosphotransacetylase; 8, acetate kinase; 9, phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase; 10, enzymes of the TCA cycle.

Figure 19: Fermentation acide mixte par quelques bactéries Gram-négatives anaérobies facultatives

Le **2,3-butanediol** est formé par réduction de l'acétylméthylcarbinol (ou **acétoïne**), produit issu du pyruvate par l'intermédiaire de l'acétolactate. L'acétoïne et le diacétyl sont formés en aérobiose. Généralement, les acides sont en faible quantité, bien que *Serratia* produise beaucoup d'acide formique. Chez les autres Entérobactéries à fermentation butylène-glycolique, la présence

d'**hydrogène lyase formique** entraîne la formation d'**H₂** et de **CO₂**; ce dernier est plus abondant que l'**H₂** car il est également formé au cours de la synthèse du 2,3- butanediol. A pH neutre ou basique, le pourcentage des produits acides augmente.

Figure 8.12 Butanediol fermentation by some Gram-negative facultative anaerobic bacteria.

(Gottschalk, G. 1986, *Bacterial Metabolism*, 2nd edn., Figure 8.15. Springer, New York)

Facultative anaerobes belong to the genera *Erwinia*, *Klebsiella* and *Serratia* and produce 2,3-butanediol in addition to lactate and ethanol.

1, EMP pathway; 2, lactate dehydrogenase;
3, pyruvate:formate lyase;
4, formate:hydrogen lyase;
5, acetaldehyde dehydrogenase;
6, alcohol dehydrogenase;
7, 2-acetolactate synthase;
8, 2-acetolactate decarboxylase;
9, 2,3-butanediol dehydrogenase.

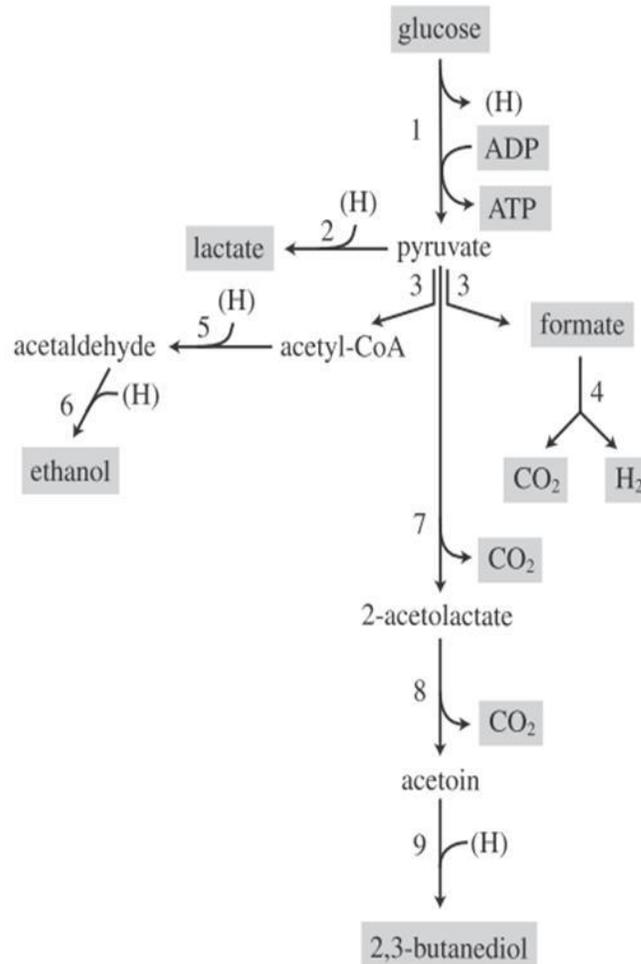


Figure 20: Fermentation butylène-glycolique par quelques bactéries Gram négatif anaérobies facultatives

3.1.5 Fermentations butyrique et acétono-butylique

a. Fermentations butyrique

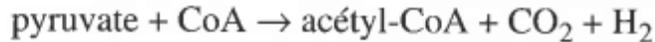
Certains *Clostridium* (*C. butyricum*, *C. perfringens*), les *Butyribacterium*, certaines *Serratia* et *Zymosarcina* produisent de l'**acide butyrique**, ainsi que de l'**acide acétique**, du **CO₂** et de l'**hydrogène**. L'acide butyrique est formé par condensation de deux molécules d'acétyl-CoA en acétolactate, lequel est ensuite réduit en β -hydroxybutyrate puis en butyrate. Une partie de

l'acétyl-CoA, formé à partir du pyruvate, conduit à la formation d'ATP et d'acide acétique (Fig. 21).

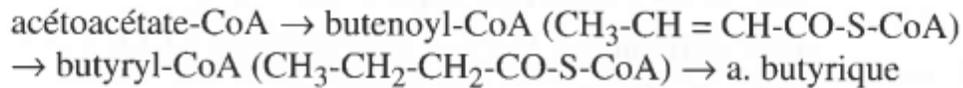
Bilan de la réaction:



Chez les *Clostridium*, la décarboxylation du pyruvate se fait par réaction **phosphoroclastique** :



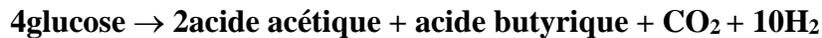
On a ensuite : acétyl-CoA \rightarrow acétate ou acétoacétate-CoA



B.1.- La réaction phosphoroclastique :

Cette réaction est la plus largement répandue. Elle est en particulier caractéristique des Clostridia. La décarboxylation et la déshydrogénation du pyruvate sont catalysées par la pyruvate ferredoxine oxydoréductase (UYEDA et RABINOWITZ, 1971 ; RAEBURN et RABINOWITZ, 1971 a et b):

Chez *Clostridium butyricum*, le bilan global de la fermentation à partir du glucose peut se traduire par l'équation :



b. Fermentations acétono-butylique

Outre les produits de la fermentation butyrique, certains *Clostridium* (*C. acetobutylicum*) peuvent donner des **alcools** (butanol, éthanol, isopropanol) et de l'**acétone** (Fig. 22).

Bilan de la réaction:



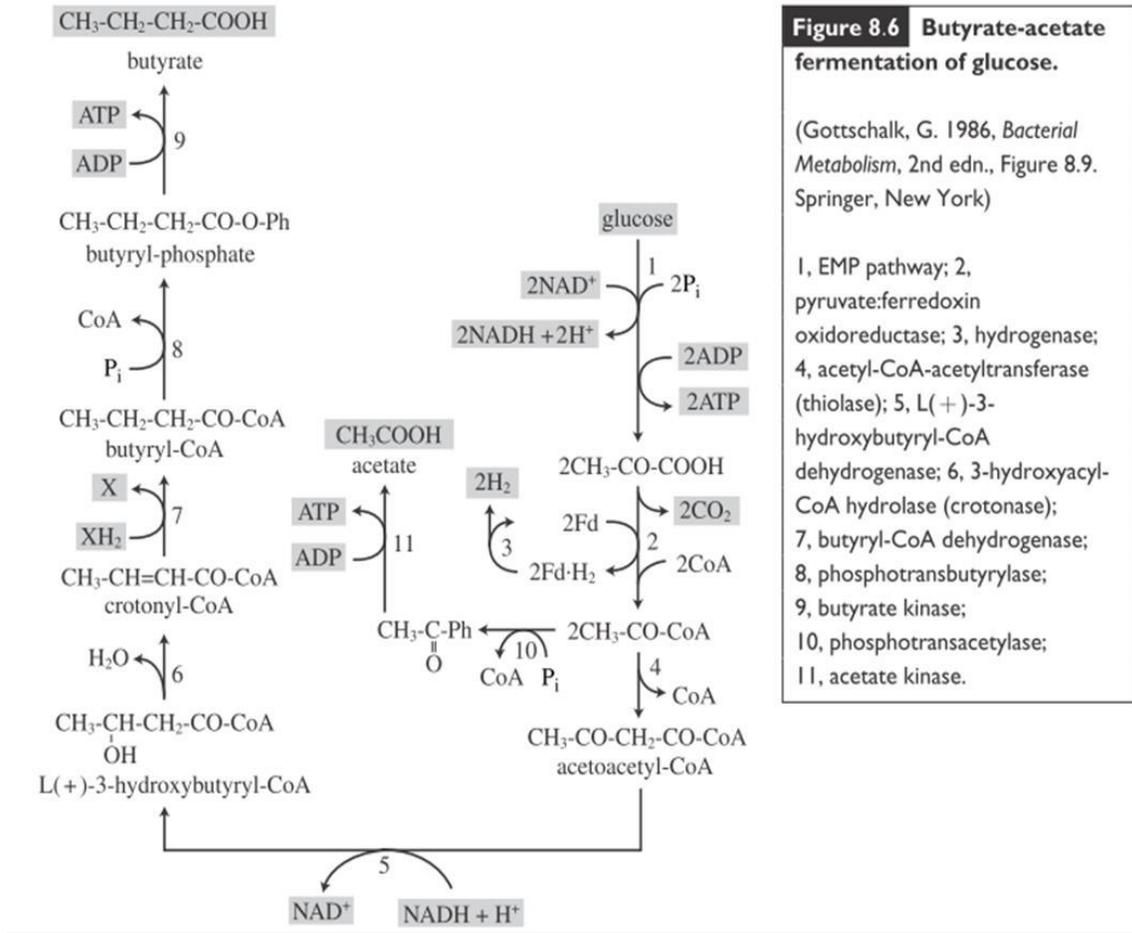


Figure 21: Fermentation butyrique

Tableau 02: Fermentation du sucre par certaines espèces de *Clostridium* (mmol produits/100mmol sucre consommé)

Produits	<i>C. butyricum</i>	<i>C. perfringens</i>	<i>C. acetobutylicum</i>
Butyrate	76	34	4
Acétate	42	60	14
Lactate	-	33	-
CO ₂	188	176	221
H ₂	235	214	135
Ethanol	-	26	7
Butanol	-	-	56
Acétone	-	-	22

Figure 8.10 Acetone-butanol-ethanol fermentation pathway.

(*Appl. Environ. Microbiol.*, 48:764–769, 1984)

1, EMP pathway; 2, transketolase and transaldolase; 3, glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase; 4, pyruvate:ferredoxin oxidoreductase; 5, butyrate fermentation pathway; 6, acetaldehyde dehydrogenase; 7, alcohol dehydrogenase; 8, acetoacetyl-CoA:acetate coenzyme A transferase; 9, acetoacetate decarboxylase; 10, butyraldehyde dehydrogenase; 11, butanol dehydrogenase.

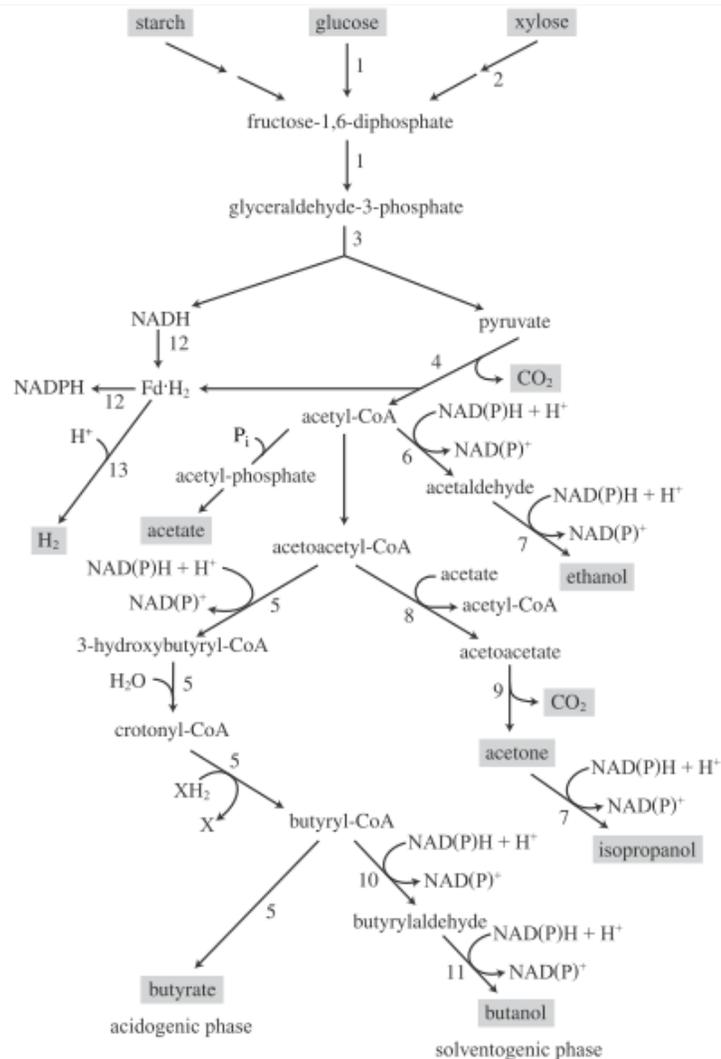


Figure 22: Fermentation acétono-butylique (*Clostridium acetobutylicum*, *Clostridium beijerinckii*, *Clostridium saccharobutylicum* et *Clostridium saccharoperbutylacetonicum*)

3.1.6 Fermentation propionique

Diverses bactéries **anaérobies strictes** ou **facultatifs** (*Propionibacterium*, certains *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Neisseria*, *Veillonella*...) produisent par fermentation l'**acide propionique**, l'**acide acétique**, **CO₂** et l'**acide succinique**.

L'acide propionique est formé par réduction du **pyruvate** (l'acide lactique étant l'intermédiaire), mais il peut l'être aussi par décarboxylation de l'acide succinique (*Propionibacterium pentosaceum*).

La fermentation propionique peut s'effectuer aussi à partir du **lactate** avec le **pyruvate** comme **intermédiaire** (Fig. 23)

Bilan de la réaction:



Sauf chez *Clostridium propionicum* où l'intermédiaire est l'**acide acrylique**.

Bilan de la réaction:



Les *Propionibacterium* jouent un rôle important dans le tube digestif des ruminants.

Propionibacterium intervient dans la fabrication des fromages à pâte cuite.

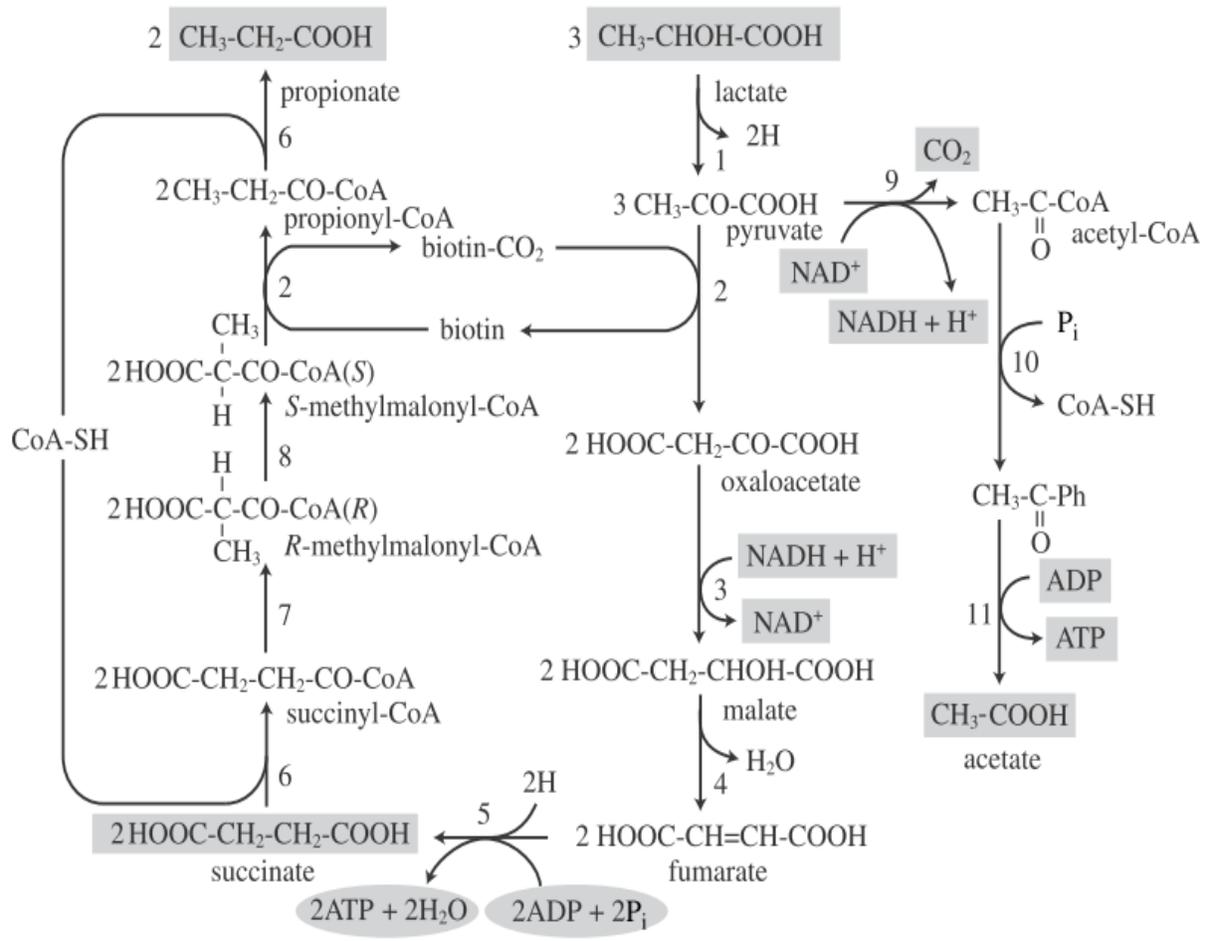


Figure 23: Fermentation propionique via la voie Succinate–propionate chez le genre *Propionibacterium*

- (1) lactate déshydrogénase; (2) méthylmalonyl-CoA:pyruvate transcarboxylase; (3) malate déshydrogénase; (4) fumarase; (5) fumarate réductase; (6) coenzyme A transférases; (7) méthylmalonyl-CoA mutase; (8) méthylmalonyl-CoA racémase; (9) pyruvate déshydrogénase; (10) phosphotransacétylase; (11) acétate kinase.

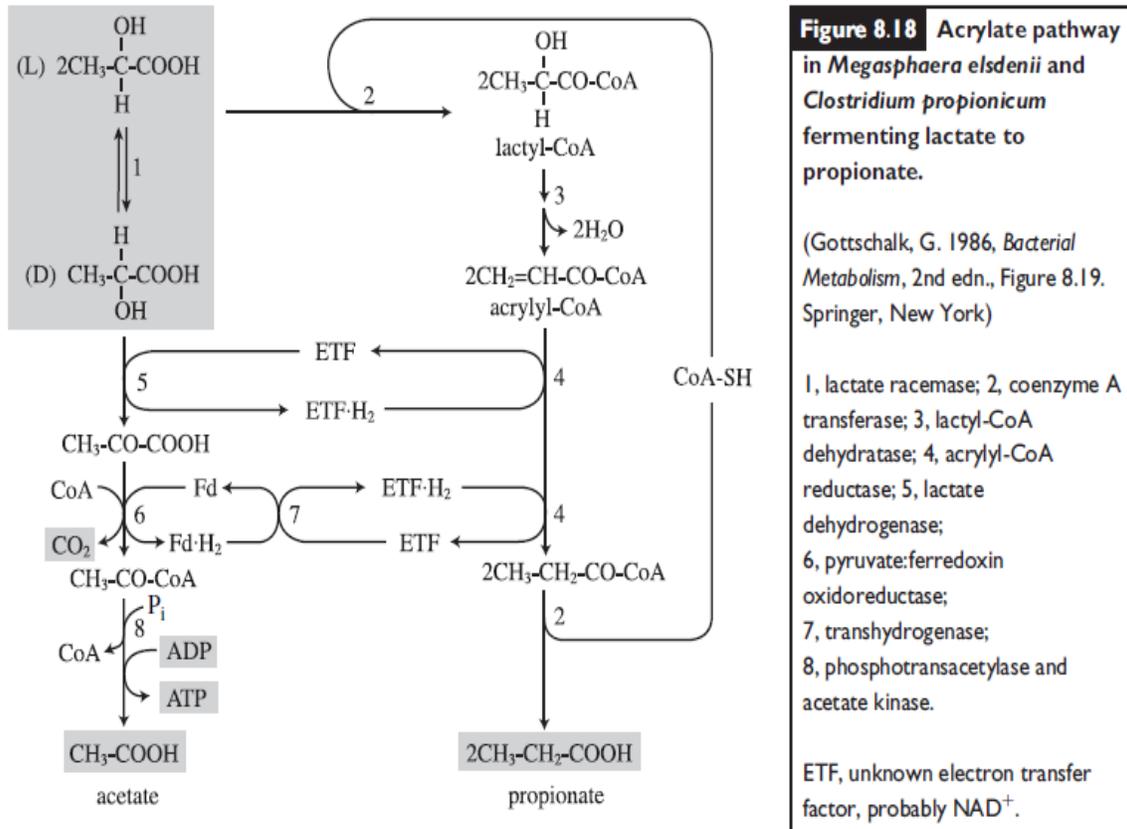


Figure 24: Voie de l'acrylate chez *Megasphaera elsdenii* et *Clostridium propionicum* fermentant le lactate en propionate.